УДК 595.77:[576.1+591.3](048).

Н. П. КРИВОШЕИНА.

ОНТОГЕНЕЗ И ЭВОЛЮЦИЯ ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ

Изд-во «Наука», Москва, 1969, 291 с., 131 илл., библ. 406 назв., тираж 1300 экз., цена 1 р. 65 коп.

Н. П. Кривошеина уже давно изучает преимагинальные фазы двукрылых. Только в рецензируемой книге использовано 19 ее работ, опубликованных в 1957—1967 гг.

Книга состоит из девяти глав. Две первые — вводные — посвящены обзору современных систем и экологический характеристике отряда. В III и IV главах содержатся данные о морфологии личинок и преобразовании систем органов двукрылых в процессе метаморфоза. В остальных главах рассматриваются различные аспекты онто- и филогенеза личинок и отряда в целом. Работа Н. П. Кривошеиной — первая и в общем удачная попытка наметить направления в развитии многочисленного и разнообразного по формам отряда двукрылых. Классифицируя их по Родендорфу (1964), автор подчеркивает разнообразие экологических, в первую очередь топических и трофических, связей в рамках каждого из трех рецентных подотрядов. С некоторыми оговорками личинки двукрылых разделены на девять морфо-экологических типов.

При описании морфологии личинок Н. П. Кривошеину больше всего интересуют активные системы организма. Заметное место среди них отведено структурам головы. Присоединяясь к точке зрения Снодграсса и не упоминая о более новых взглядах на сегментарный состав головы, автор уделяет основное внимание характеристике конкретных краниальных структур, подводя читателя к выводу, что преобразования головной капсулы личинок (в рамках отряда) шли по пути ее редукции. Редукционные процессы возникали не раз и главным образом в связи с совершенствованием внешнего переваривания.

В этом разделе книги вскользь высказывается ряд положений, требующих уточнения, тем более, что они представляют особый морфогенетический интерес в плане общей морфологии насекомых. Автор рассматривает лоб как производное антеннального сегмента, с чем в свете последних данных о сегментарном составе головы согласиться нельзя. Скорее это остаток древней анцестрально преокулярной сегментарной структуры (Sharov, 1966; Пучкова, 1972). У многих групп личинок двукрылых он слит с клипеусом. Очень часто фронтоклипеальная пластинка доходит или почти доходит до заднего края головы, что свидетельствует о специализации глоточных и цибариальных насосов (кулицидный, дитомиидный, аксимиидный и другие типы). У обладающих большим набором плезиоморфных признаков личинок трихоцеридно- антизоподидного и некоторых других комплексов верхняя губа четко отделена от фронтоклипеальной пластинки, и этот факт приобретает особое значение в свете указаний на постокулярное (преантеннулярное) сегментарное ее происхождение (Siewing, 1963). По-видимому, она вторично приобрела положение предротового склерита, вступившего в пространственную связь с элементами преокулярного значения (Пучкова, 1972). В более ранней литературе намеком на это положение можно считать только сообщение О. А. Мельникова (1970) о раздельной закладке лабральных и фронтоклипеальных структур в эмбриогенезе термита. Еще важнее указать на наличие торм, не очень точно обозначаемых как премандибулы, — подвижных зазубренных пластинок на вентральной поверхности верхней губы трихоцеридно-анизоподидной и хирономидной головы. Это, по всей вероятности, единственный случай сохранения рудиментов гнатобазальных элементов ростокулярного значения. Наконец, последним заслуживающим особого внимания с точки зрения эволюционной морфологии моментом является двучленистость мандибул, соединенных с краниумом всего одним мыщелком. Примитивные одномыщелковые сочленения мандибул обычны для некоторых низших насекомых, но двучленистость — явление для насекомых редкое. А наличие ее в группах, обладающих большим числом плезиморфных признаков и древним скоблящим способом питания (трихоцеридно-анизоподидный, хирономидный, птихоптеридный, аксимиидный и табанидный типы), придает этому обстоятельству особый интерес. Если даже беглое знакомство с цефалическими устройствами в книге, не решающей задачи выяснения морфогенеза отдельных структур, наталкивает на такие мысли, то, несомненно, специальный анатомоморфологический анализ цефалических устройств личинок двукрылых позволил бы установить немало интересных фактов и зависимостей.

Автор объединяет различные типы диптероидной головы в три основные группы: личинки с хорошо развитой нередуцированной головной капсулой (7 типов), личинки с частично редуцированной головной капсулой (7 типов) и личинки с полностью реду-

цированной головной капсулой (3 типа). Обсуждая морфологическое значение рото-глоточных склеритов личинок мусцидного типа, Н. П. Кривошеина разделяет точку зрения Бишофа (Bischoff, 1925) о комбинированном их происхождении — в результате слияния максиллярных и мандибулярных элементов.

Анализируя особенности пищеварительной и выделительной систем, автор приходит к выводу, что на особенности морфологии кишечника систематическое положение группы влияет значительно больше и определеннее, чем характер пищевых связей. Система же органов дыхания, по мнению Н. П. Кривошеиной, в первую очередь отражает степень приспособленности к среде обитания. В этой связи обсуждаются особенности голо-, пери-, а-, амфи- и метапнейстических типов. Анальные папиллы автор считает специализированным образованием чисто адаптивного характера. В метаморфозе в элементарных случаях трахейная система имаго остается такой же, как у личинок, но число функционирующих дыхалец часто увеличивается, что свидительствует о том, что многие типы трахейных систем личинок вторичны. Что касается нервной системы двукрылых, то, несмотря на некоторую специфику в пределах каждого подотряда, строение ее наиболее стабильно по сравнению со строением других систем органов. Онтогенетические преобразования в нервной системе происходят главным образом за счет сближения или слияния ганглиев. Преобразования нервной цепочки у длинноусых часто значительнее, чем у короткоусых, что может указывать на процессы эмбрионизации онтогенеза последних.

Метод сравнительного изучения отнтогенеза весьма плодотворен. Вследствие неравномерного темпа эволюции различных систем и отдельных органов нельзя выделить какую-либо из современных групп в качестве примитивной, но можно наметить группы с большим числом плезиоморфных черт. Личиночные признаки могут иметь филогенетическое значение при условии учета их возникновения и развития в историческом плане. Такой подход позволяет отделить плезиоморфные признаки от апоморфных. Он и дал возможность Н. П. Кривошеиной обрисовать прототип личинки существующих форм двукрылых. Автор рассмотрел явления конвергенции и условия, их вызывающие. Наибольшее число конвергентных признаков установлено в строении органов дыхания, способах передвижения личинок и их фиксации.

Чем большее значение в жизнедеятельности организма личинки имеет определенная система органов или структура, тем более высокий ранг систематической категории, по мнению Н. П. Кривошеиной, она характеризует. Мнения исследователей, определяющих ранг групп, расходятся чаще всего в тех случаях, когда не сравниваются комплексы имагинальных и личиночных признаков. Автор рассматривает историческое развитие отряда как историю развития личиночных и имагинальных стадий. Несоответствие систем, построенных по признакам имаго и личинок, чаще всего, по мнению автора, объясняется недостатком знаний и свидетельствует об искусственности обоих или одной из предлагаемых систем.

На рис. 131 приведена интересная схема направлений исторического развития личинок двукрылых. На ней — два ствола, близких к исходному: один — бибиономорфная и типуломорфная специализированные группы, другой — комплекс почвообитающих психодидо-анизоморфных форм и наземных прямо- и круглошовных. Каждая из этих трех групп в свою очередь дала и вторичноводные формы. Интересно, что у прямошовных сохранилась такая плезиоморфная черта, как двучленистость мандибул, а лабиум у них даже примитивнее, чем у трихоцеридно-анизоподидного комплекса. И тем не менее по сумме признаков последние древнее.

В целом работа Н. П. Кривошеиной представляет большой интерес не только для диптерологов, но и для морфологов и систематиков-эволюционистов. Формулировки автора иногда несколько расплывчаты и требуют от читателя активного, порой несколько утомляющего внимания, однако это компенсируется тем, что излагаемые факты и обобщения очень интересны. Книга хорошо издана, но, к сожалению, не все процитированные в ней работы включены в общий список литературы. Книга в скором времени станет библиографической редкостью, поскольку она издана небольшим тиражом.

ЛИТЕРАТУРА

Родендорф Б. Б. 1964. Историческое развитие двукрылых насекомых. М.

Мельников О. А. 1970. Эмбриогенез Anacanthotermes ahngerianus (Isoptera, Hodotermitidae), ларвальная сегментация и природа лабрума. Зоол. журн., т. XL, в. 6.

Пучкова Л. В. 1972. Ларвальные и постларвальные сегменты головы насекомых. Вестн. зоол., № 4.

Bischoff W. 1925. Über die Kopfbildung der Dipterenlarven. III. Arch. Naturgesch., A, Bd. 90, № 8.

Sharov A. G. 1966. Basic Arthropodan Stock with special Reference to Insects. Pergamon Press.

Siewing R. 1963. Zum Problem der Arthropodenkopfsegmentierung. Zool. Anz., Bd. 170, № 11—12.

Л. В. Пучкова